

ГЕОЛОШКА СТАРОСТ РОДОВА И ВАРИЈАБИЛНОСТ БРОЈА ХРОМОЗОМА У КАРИОТИПОВИМА ГМИЗАВАЦА

Боро П. Павловић, Невенка Павловић

Природно-математички факултет, Универзитета у Бањој Луци, Младена Стојановића 2,
78000 Бања Лука

Abstract

PAVLOVIĆ, B. P., Nevenka PAVLOVIĆ: GEOLOGICAL AGES OF GENERA AND VARIABILITY OF CHROMOSOME NUMBERS IN KARYOTYPES OF REPTILES. [Faculty of Natural Sciences and Mathematics of Banjaluka University, 78000 Banjaluka, 2 Mladena Stojanovića]

Findings of chromosome numbers of karyotypes of reptilian species have been used for analyzing the actual distribution within same genera ages. The total 2569 findings of characteristic chromosome numbers ($2n$, or Xn) have consisted of 54 different values: minimal 16, maximal 96, and the most frequent 36 chromosomes in the karyotypes. Age of genera has not appended for the 1782 findings with 45 $2n$ or Xn : from 16 to 84, the most frequent is 36 too. Pleistocene genera are presented by 127 findings with 10 different $2n$ or Xn : from 32 to 54, the most frequent 36 chromosomes in the karyotypes. Corresponding values of the increased series genera ages are - of Pliocene: 152, 18, 36, 94, 46; - of Miocene: 81, 11, 30, 56, 36; - of Oligocene, 63, 10, 30, 52, 50; - of Eocene, 327, 25, 24, 96, 38; and - of Upper Creda: 35 findings, 12 different $2n$ or Xn , minimum 26, maximum 58, and the most frequent 32 chromosomes, respectively. Patterns of the included distributions have pointed to tendencies of change or persistency of karyotype chromosome numbers. The most persistent karyotype chromosome numbers are 32, 34, 36, 50, 52 and 54, they have been presented in the 5 out of the 6 genera age categories. The estimated average rate of modal karyotype chromosome number change has been 1.114 (chromosomes/my) among the Upper Credaceos to Pleistocene generaage categories, the greatest one (3.125 chromosomes/my) between Pliocene and Pleistocene.

Key words: reptiles, karyotypes, chromosome number, variability of $2n$, geological ages of genera, rate of change of karyotype chromosome number

Сажетак

Налази броја хромозома у кариотиповима врста гмизвавца кориштени су за сагледавање актуелних дистрибуција у оквиру родова исте старости. Укупно 2569 налаза о броју хромозома ($2n$, или Xn) обухватају 54 различита износа: минимално 16, максимално 96, а најчешће (мод) 36 хромозома у кариотипу. Старост рода није придржена за 1782 налаза са 45 различитих $2n$ или Xn : од 16 до 84, најчешће 36 хромозома у кариотипу. Плеистоценски родови заступљени су са 127 налаза, 10 различитих $2n$ или Xn , од 32 до 54, најчешће 36 хромозома у кариотипу. Одговарајући бројеви у серији повећане старости су - за плиоценске: 152, 18, 36, 94, 46; - за миоценске: 81, 11, 30, 56, 36; - за олигоценске, 63, 10, 30, 52, 50; - за еоценске, 327, 25, 24, 96, 38 и - за горње кредне, 35 налаза, 12 различитих $2n$ или Xn , минимално 26, максимално 58, и најчешће 32 хромозома. Облици укључених дистрибуција указују на тенденције у промјени и одржавању броја хромозома у кариотипу. Најтрајнији бројеви хромозома у кариотипу су 32, 34, 36, 50, 52 и 54, пристуни су у по 5 од 6 категорија старости родова. Процењена просјечна стопа промјене броја хромозома у кариотипу износи 1,114 (хромозома за милион година) међу старосном категоријама родова Горња

Креда до Плеистоцена, највећа (3,125. хромозома за милион година) између Плиоцена и Плеистоцена.

Кључне ријечи: гмизавци, број хромозома, варијабилност $2n$, геолошка старост родова, стопа промјене броја хромозома у кариотипу

УВОД

Различити одговори о дистрибуцији броја хромозома у кариотипу, повезаној са другим одликама таксона, дају се на основу података о сисарима: о старости родова (Pavlović, Pavlović, 1986, Pavlović, 1990a, 1993), о дужини тијела (Pavlović, 1986), о станишту – животној форми (Pavlović, 1990b, 1993), о заступљености у фаунама континената и океана (Pavlović, Pavlović, 1999), стопама промјена кариотипа (Imai, Crozier, 1980, Imai, 1983, Imai, et al., 1983); о цвјетницима Балканског полуострва и њиховим животним формама (Мршић и сар. 2005), односно прилагодбама на свјетлост, температуру, влагу, киселост и азот (Павловић и сар. 2005, 2008). У склопу тога траже се одговори који иду у прилог модалној хипотези (Matthey, 1973), односно ставу о оптималној издијељености кариотипа (Pavlović, 1977, 1993, Bickham, Baker, 1979). У оквиру анализа система повезују се полни систем, кариотип, величина генома, плоидија и подаци о животном циклусу еукариота: риба, „non-avian“ гмизавца, водоземаца и птица; хексапода и арахнида, те ангиосперми (The Tree of Sex Consortium, 2014). Бројна су међусобна повезивања еволуције припадника Animalia, односно Vertebrata са еволуцијом њиховог кариотипа (Chiarelli, Capanna, 1973, Bush, 1975, Bush et al., 1977, Imai et al., 1986, Dawley, Bogart, 1989).

Класа Reptilia (прва се појавила у оквиру Amniota) интересантна је за поређење са класом Mammalia, са становишта расподјеле броја хромозома код родова одговарајуће старости. При томе је потребно да се користе исти начини и показатељи за представљање дистрибуција (Pavlović, Pavlović, 1986, Pavlović, 1990a, 1993).

ИЗВОР ПОДАТКА И МЕТОДЕ

Обраде су обављене употребом података о броју хромозома у кариотиповима врста гмизаваца (Olmo, Signorino, 2005) и података о старости родова рептила (Romer, 1955). Укупно је укључено 2569 налаза о броју хромозома у кариотипу: 787 за 111 родова познате старости и, 1782 за 504 рода без података о њиховој старости (Таб. 1).

Табела 1. Структура броја налаза – број хромозома у кариотипу врста и старост родова гмизаваца

| | U.Cret. | Eoc. | Olig. | Mioc. | Plioc. | Tert. | Pleist. | (blank) | Grand Total |
|--|---------|------|-------|-------|--------|-------|---------|---------|-------------|
| Придружене старост (број родова) | 5 | 32 | 14 | 17 | 18 | 1 | 24 | 0 | 111 |
| Није придружене старост (број родова) | 499 | 472 | 490 | 487 | 486 | 503 | 480 | 504 | 393 |
| Познат број хромозома и старост (Σf) | 35 | 327 | 63 | 81 | 152 | 2 | 127 | 0 | 787 |
| Познат броја хромозома (Σf) | 35 | 327 | 63 | 81 | 152 | 2 | 127 | 1782 | 2569 |

Уколико је име рода дато са сумњом (у загради), или са ранијим именом, или именом подрода (Olmo, Signorino,

2005), у обради је бројано као посебан род, тако да је број укључених родова већи од оног који проистиче из примјењене систематике (Uetz, 2003). За неке врсте карактерисични број хромозома утврђен је у више наврата – што је укључено као један налаз, међутим за исти број хромозома постоје налази који су поткрепљени разликама других показатеља кариотипа (на основу побољшаних техника, на пр.) и – такви су подаци узимани као

наредни налаз истог броја (као да се ради о другој врсти). Мало је родова гмизаваца за које у кориштеном извору (Romer, 1955) постоје подаци о старости. У примарним изворима о броју хромозома постоје различити називи за исту врсту у неким случајевима и према укључености у различите родове, који су подведени (Olmo, Signorino, 2005) под новија схватања таксономских оквира Reptilia (Uetz, 2003).

| $2n$ или Xn | UCret. | Eoc. | Olig. | Mioc. | Plioc. | Tert. | Pleist. | (nonblank) | (blank) | Grand Total |
|---------------|--------|------|-------|-------|--------|-------|---------|------------|---------|-------------|
| 16 | | | | | | | | | 1 | 1 |
| 19 | | | | | | | | | 2 | 2 |
| 20 | | | | | | | | | 8 | 8 |
| 21 | | | | | | | | | 1 | 1 |
| 22 | | | | | | | | | 38 | 38 |
| 24 | | | 8 | | | | | 8 | 28 | 36 |
| 25 | | | | | | | | | 1 | 1 |
| 26 | 1 | 5 | | | | | | 6 | 32 | 38 |
| 27 | | | | | | | | | 4 | 4 |
| 28 | 9 | 1 | | | | | | 10 | 61 | 71 |
| 29 | | | | | | | | | 20 | 20 |
| 30 | 4 | 1 | 1 | 2 | | | | 8 | 95 | 103 |
| 31 | | | | | | | | | 22 | 22 |
| 32 | 9 | 4 | 4 | 1 | | | | 19 | 183 | 202 |
| 33 | | | | | | | | | 14 | 14 |
| 34 | 4 | 7 | 2 | 2 | | | | 11 | 26 | 252 |
| 35 | | 13 | | | | | | | 13 | 18 |
| 36 | 58 | 8 | 52 | 13 | | | | 75 | 206 | 338 |
| 37 | | 2 | | | | | | 1 | 3 | 10 |
| 38 | 137 | 5 | | | | | | 16 | 158 | 188 |
| 39 | | | 2 | | | | | | 2 | 15 |
| 40 | 28 | | 1 | | | | | 2 | 31 | 87 |
| 41 | | | | | | | | | 7 | 7 |
| 42 | | | 4 | 7 | | | | 3 | 14 | 67 |
| 43 | | | | | | | | | | 11 |
| 44 | 6 | 2 | 2 | 2 | | | | | 12 | 57 |
| 45 | | | | | | | | | | 5 |
| 46 | 4 | 1 | | 36 | | | | 41 | 49 | 90 |
| 47 | | | | 3 | | | | | 3 | 7 |
| 48 | 4 | | 4 | | | | | 8 | 29 | 37 |
| 49 | | | 1 | | | | | | 1 | 1 |
| 50 | 12 | 27 | 7 | 26 | 2 | | | 79 | 40 | 119 |
| 51 | | | | | | | | | 4 | 4 |
| 52 | 1 | 17 | 11 | | 13 | | | 7 | 49 | 60 |
| 53 | 1 | | | | | | | | 1 | 2 |
| 54 | 1 | 1 | | 1 | 1 | | | 6 | 10 | 12 |
| 55 | 1 | 3 | | | | | | | 5 | 5 |
| 56 | 2 | 5 | | 7 | 21 | | | | 35 | 12 |
| 57 | 1 | 5 | | | | | | | 6 | 2 |
| 58 | 1 | 1 | | | | | | | 2 | 9 |
| 59 | | 1 | | | | | | | 1 | 1 |
| 60 | | 1 | | | | | | | 1 | 5 |
| 62 | | | | | | | | | 2 | 2 |
| 63 | | | | | | | | | 7 | 7 |
| 64 | | 2 | | | | | | | 2 | 4 |
| 66 | | | | | | | | | 2 | 2 |
| 68 | | 1 | | | | | | | 2 | 2 |
| 69 | | | | 1 | | | | 15 | | 15 |
| 70 | | | | 15 | | | | | 4 | 5 |
| 71 | | | | 4 | | | | | 2 | 2 |
| 84 | | | | 2 | | | | | 2 | 2 |
| 93 | | | | 1 | | | | 1 | | 1 |
| 94 | | | | 1 | | | | | 1 | 1 |
| 96 | | 2 | | | | | | | 2 | 2 |
| Σf | 35 | 327 | 63 | 81 | 152 | 2 | 127 | 787 | 1782 | 2569 |

Старост рода у неким случајевима постоји за ранију припадност врсте и она је придруживана за те врсте. Када постоје информације о старости, и за род у који је врста претходно сврставана, и за род у коме је врста актуелно позиционирана, онда је придруживана старост актуелног рода. Пребројаване су заступљености (f) броја хромозома у кариотиповима ($2n$ или Xn): укупно сви унесени налази (Grand Total), родови за које нема података о старости (blank), за родове груписане према њиховој старости (nonblank): Плеистоцен (Pleist.); Плиоцен (Plioc.); Миоцен (Mioc.); Олигоцен (Olig.); Еоцен (Eoc.); Горња Креда (UCret.); два налаза броја хромозома имају придружену старост рода Терцијер (Tert.) што није посебно разматрано. Дати су показатељи дистрибуције броја хромозома у кариотипу по категоријама старости родова: укупан број налаза (Σf); минималан број хромозома (MIN.); максималан број хромозома (MAX.); најучесталији број хромозома (mod); амплитуда варирања броја хромозома (MAX.–MIN.+1); број констатованих варијанти броја хромозома (k); број недостајућих варијанти од укупно 54 за све обухваћене гмизавце ($54-k$); број недостајућих варијанти унутар амплитуде категорије старости родова између укупно констатованих у том распону за све гмизавце.

РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА

Табела 2. Заступљеност кариотипова (f) са датим бројем хромозома ($2n$ или Xn) на основу налаза за врсте гмизаваца, груписано по старости родова: UCret. – Горња Креда; Eoc. – Еоцен; Olig. – Олигоцен; Mioc. – Миоцен; Plioc. – Плиоцен; Tert. – Терцијер; Pleist. - Плеистоцен; (blank) – није придружену старост рода; Grand Total – укупно налаза; уоквирено је покривено подручје

Расподјеле броја хромозома у кариотипу, повезано са старошћу родова гмизаваца, представљене су табеларно (Таб. 2) и дијаграмски (Сл. 1 до Сл. 9). Посебно су издвојени одабрани показатељи о расподјели (Таб. 3).

Укупна расподјела броја хромозома обухваћених кариотипова

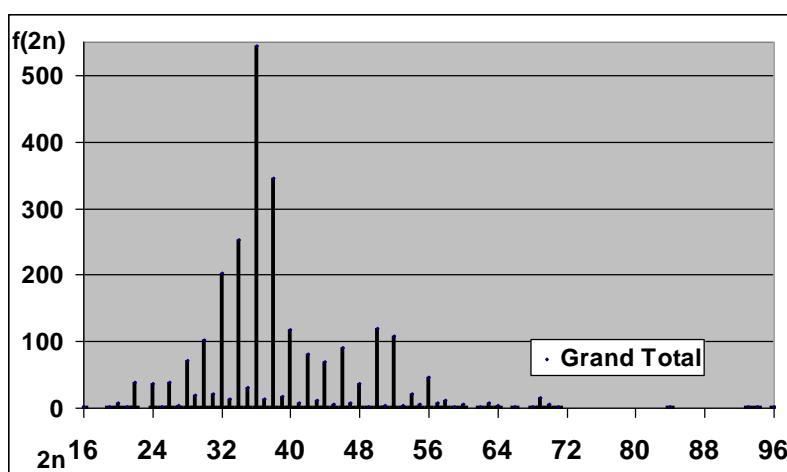
Расподјеле учесталости налаза о броју хромозома у кариотиповима гмизаваца приказане су на основу свих 2569 укључених налаза (Таб. 2, Сл. 1). Заступљене су 54 варијанте броја хромозома (16, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 66, 68, 69, 70, 71, 84, 93, 94, 96). Највећа је учесталост кариотипова са 36 хромозома (појављује се и други мање изражен мод за 50, 52 хромозома у кариотипу).

У распону од најмање 16 до највише 96 хромозома (Таб. 2, Сл. 1, Таб. 3), није заступљено 27 варијанти броја хромозома (17, 18, 23, 61, 65, 67, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 95). Ријетко заступљене варијанте великог броја хромозома углавном се односе на полиплоидне (3n, или 4n), а не на диплодне врсте.

Табела 3. Показатељи дистрибуције броја хромозома у кариотиповима врста гмизаваца, груписано по старости родова.

| Показатељ | UCret. | Eoc. | Olig. | Mioc. | Plioc. | Tert. | Pleist. | (blank) | Grand Total |
|--|---------------|------|-------|-------|--------|-------|---------|---------|-------------|
| Минимум | 26 | 24 | 30 | 30 | 3 6 | 50 | 32 | 16 | 16 |
| Максимум | 58 | 96 | 52 | 56 | 9 4 | 50 | 54 | 84 | 96 |
| Најучесталије (мод) | 28 и 32 | 38 | 50 | 36 | 4 6 | 50 | 36 | 36 | 36 |
| Амплитуда (MAX.–MIN.+1) | 33 | 73 | 23 | 27 | 5 9 | 1 | 23 | 69 | 81 |
| Констатованих варијанти броја хромозома (k) | 12 | 25 | 10 | 11 | 1 8 | 1 | 10 | 45 | 54 |
| Недостајуће варијанте броја хромозома (54–k) | 42 | 29 | 44 | 43 | 3 6 | 53 | 44 | 9 | 0 |
| Недостајуће варијанте броја хромозома свих гмизаваца унутар амплитуде категорије | 21 | 24 | 13 | 16 | 1 8 | 0 | 13 | 6 | 0 |
| Присутне+недостајуће варијанте броја хромозома унутар амплитуде категорије | 33 | 49 | 23 | 27 | 3 6 | 1 | 23 | 51 | 54 |

Таб. 3, Сл. 2). Недостајући подаци о старости родова проистичу из више разлога, родови који су се ставрно раније појавили из неких разлога нису оставили тако честе фосиле да би они били запажени и одређени, а они родови који су се касније појавили – који су млађи нису геолошки придруженi ни једној класи. Последње би упућивало да се бројеви хромозома односе на најновије успостављена стања.



Расподјела броја хромозома за родове непознате старости

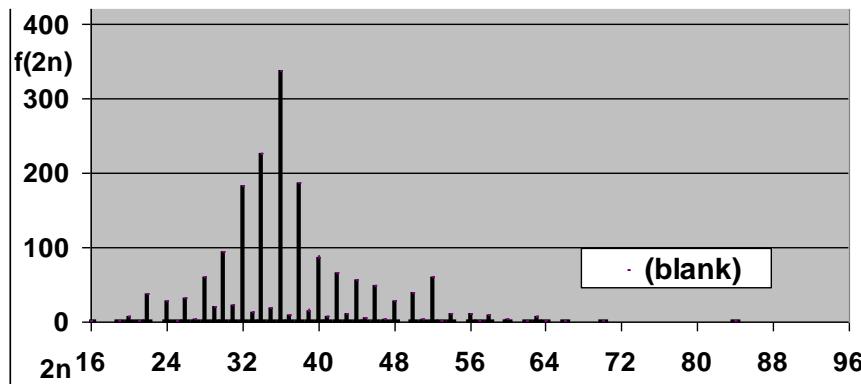
Већина налаза о броју хромозома у кариотипу (1782 од 2569) није могла да се повеже са старошћу родова. Међу овим налазима заступљено је 45 од 54 варијанте 2n (или Xn), недостајуће варијанте 49, 55, 59, 68, 69, 71, 93, 94 и 96, односно унутар распона од 16 до 84, нису заступљене 23 вриједности, најучесталији су кариотипови са 36 хромозома, незнатно изражена друга модална вриједност је за 52 хромозома у кариотипу (Таб. 2,

Расподјеле броја хромозома укупно за родове познате старости

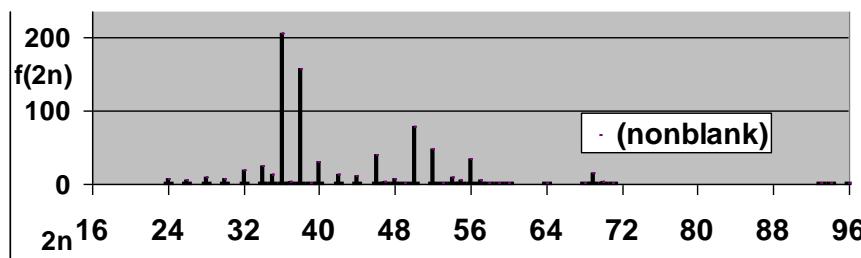
За 787 налаза о броју хромозома у кариотипу придружене

Слика 1. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia (све обрађене врсте, 2569 налаза)

су старости родова (Сл. 3). Унутар обухваћених класа старости родова у распону од 24 до 96 заступљено је 49 варијанти (24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 66, 68, 69, 70, 71, 84, 93, 94 и 96), а није заступљено 13 варијанти (25, 27, 29, 31, 33, 41, 43, 45, 51, 62, 63, 66 и 84). Дистрибуција заступљености броја хромосома у кариотипу има израженију нехомогеност (Сл. 3) у односу на категорију родова непознате старости (Сл. 2). Највећи број налаза има 36 хромозома у кариотипу. Поред тога може да се истакне бар један модални број хромозома (50).



Слика 2. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте за чије родове није дата старост (1782 налаза)



Слика 3. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте за чије родове је дата старост (787 налаза)

Расподјеле броја хромозома за родове по категоријама старости

Налази о броју хромозома врста које припадају родовима познате старости различито су рапоређени по категоријама: плеистоценски 127 налаза, плиоценски 152, миоценски 81, олигоценски 63, еоценски 327 и горње-кредни 35 налаза (Таб. 2, Таб. 3, Сл. 4 до Сл. 9). Два налаза са $2n=50$ за род терцијерне старости нису укључена посебно у дијаграмско представљање. Из самог броја налаза јасно је да у појединим класама старости рода не могу да буду заступљене све од укупно 54 варијантне броја хромозома у кариотипу.

Плеситоценски родови заступљени са 127 налаза, имају 10 варијанти кариотипова са 32, 34, 36, 37, 38, 40, 42, 50, 52 и 54 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене варијанте са 33, 35, 39, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 51 и 53 хромозома. Налази броја хромозома врста из родова плеистоценске старости покривају два интервала, 32-42 и 50-54.

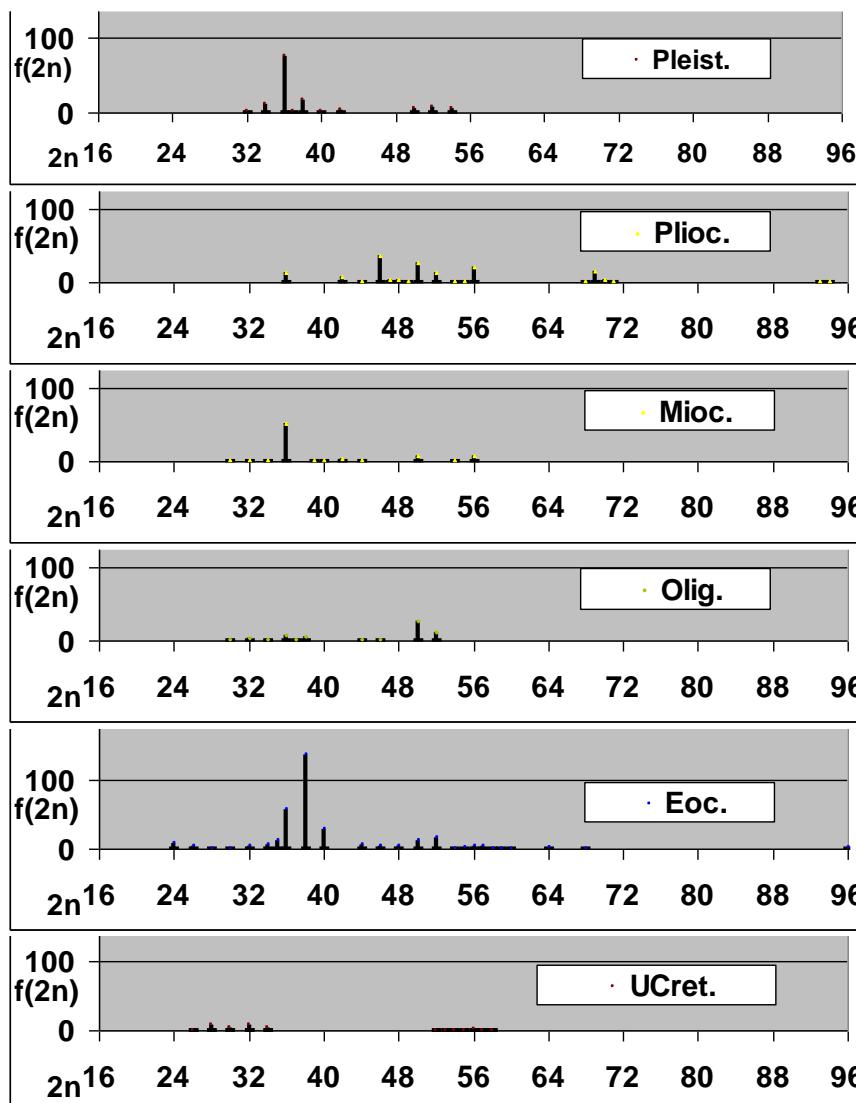
Плиоценски родови заступљени са 152 налаза, имају 18 варијанти кариотипова са 36, 42, 44, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 54, 55, 56, 68, 69, 70, 71, 93 и 94 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене варијанте са 37, 38, 39, 40, 41, 43, 45, 51, 53, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 66 и 84 хромозома.

Миоценски родови заступљени су са 81 налазом, имају 11 варијанти кариотипова са 30, 32, 34, 36, 39, 40, 42, 44, 50, 54 и 56 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене варијанте са 31, 33, 35, 37, 38, 41, 43, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 52, 53 и 55 хромозома.

Олигоценски родови заступљени са 63 налаза, имају 10 варијанти кариотипова са 30, 32, 34, 36, 37, 38, 44, 46, 50 и 52 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене варијанте са 31, 33, 35, 39, 40, 41, 42, 43, 45, 47, 48, 49 и 51 хромозом.

Еоценски родови заступљени са 327 налаза, имају 25 варијанти кариотипова са 24, 26, 28, 30, 32, 34, 35, 36, 38, 40, 44, 46, 48, 50, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 64, 68 и 96 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене 24 варијанте са 25, 27, 29, 31, 33, 37, 39, 41, 42, 43, 45, 47, 49, 51, 53, 62, 63, 66, 69, 70, 71, 84, 93, 94 хромозома.

Горњо-кредни родови заступљени са 35 налаза, имају 12 варијанти кариотипова са 26, 28, 30, 32, 34, 52, 53, 54, 55, 56, 57 и 58 хромозома, а у овом оквиру нису заступљене 21 варијанта са 27, 29, 31, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50 и 51 хромозом.



Слика 4. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте плеистоценских родова (127 налаза)

Слика 5. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте плиоценских родова (152 налаза)

Слика 6. Заступљеност броја хромозома у кариотипу Reptilia, врсте миоценских родова (81 налаз)

Слика 7. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте олигоценских родова (63 налаза)

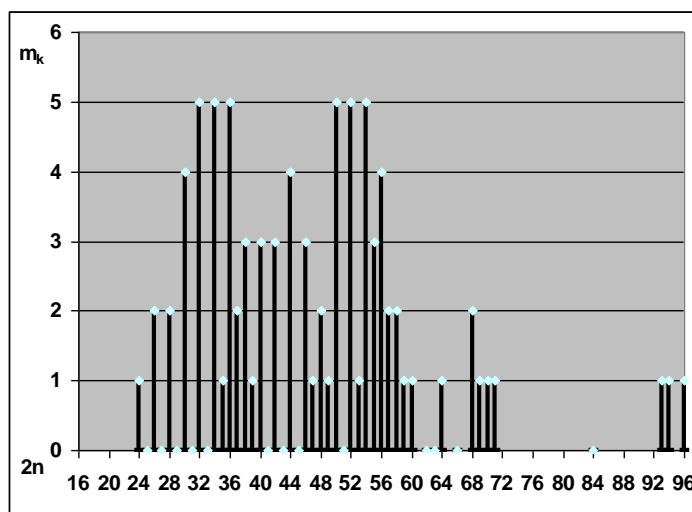
Слика 8. Заступљеност броја хромозома у 327 кариотипова Reptilia, врсте еоценских родова, 327 налаза)

Слика 9. Заступљеност броја хромозома у кариотиповима Reptilia, врсте горње-кредних родова (35 налаза)

Одржавање (трајање) издијељености хромозомске гарнитуре

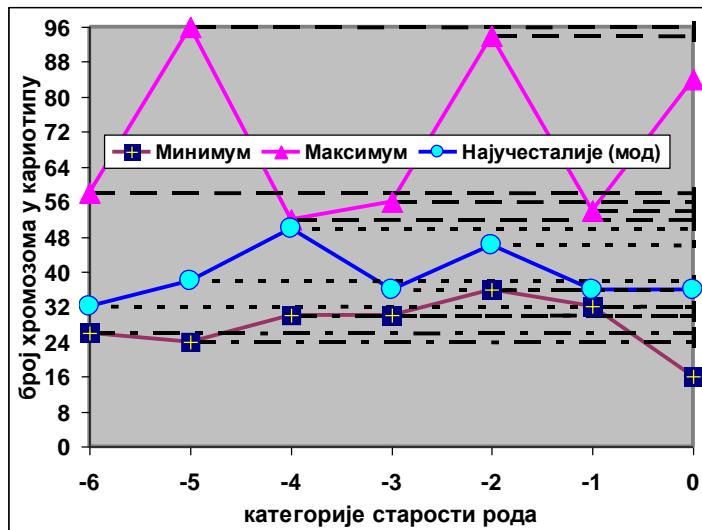
Кариотипови са 32, 34, 36, 50, 52 и 54 хромозома појављују се у свих 5 категорија старости (постоји континуирано одржавање кариотипова са овим нивоима издијељености хромозомске гарнитуре). У 4 категорије старости појављују се кариотипови са 30 (од

Горње Креде до Миоцене), 44 (континуитет од еоцена до плиоцена) и 56 (горње-кредни до плиоценски, одсуство у миоценских родова) хромозома (овакви кариотипови нису заступљени у плеистоценским родовима). Кроз 3 категорија старости јављају се кариотипови са 38, 40, 42 (континуитет од миоценских до плеистоценских родова), 46 и 55 хромозома, док се у 2 категорије старости јављају кариотипови са 26, 28, 37, 48, 57, 58 и 68 хромозома (у старијих горњо-кредних и еоценских родова јављају се кариотипови са 26, 28, и 57, 58 хромозома). Само у по једној категорији старости родова присутни су кариотипови са 24, 35, 39, 47, 49, 53, 59, 60, 64, 69, 70, 71, 93, 94 и 96 хромозома (Сл. 10). Унутар подручја варирања ових категорија (24 до 96) не појављују се варијанте кариотипова са 25, 27, 29, 31, 33, 41, 43, 45, 51, 62, 63, 66 и 84 хромозома, забиљежене код родова непознате старости и додатно испод минимума варијантне 16, 19, 20, 21 и 22 хромозома.



Слика 10. Број категорија старости рода (m_k) у којима је заступљен дати број хромозома ($2n$ или Xn)

Промјене граница дистрибуције, и модалног броја хромозома у кариотипу, имају промјенљив смјер (Сл. 11). Због тога, када се у рачунање укључи јаче временско разлучивање појаве припадајућих таксона, добије се већа брзина промјене броја хромозома у кариотипу таксономске групе него ако се праволинјски повежу најстарија и најмлађа група (Pavlović, 1993). Модални број хромозома помјера се са 28 и 32 од горње-кредних родова на 38 у еоценских и даље на 50 у олигоценских родова, затим се враћа на 36 у миоценских, поново расте на 46 код плиоценских и враћа се на 36 код плеистоценских родова. Полазећи од претпоставке да родови непознате старости припадају Холоцену (Реценту), могло би да се закључи да је модални број стабилан од Плеистоцена.



Слика 11. Помјерања подручја и мода расподјеле броја хромозома у кариотипу од горњо-кредних (-6), преко еоценских (-5), олигоценских (-4), миоценских (-3), плиоценских (-2), плеистоценских (-1) до родова непознате старости (0)

Разматрање помјерања **подручја дистрибуције** броја хромозома у кариотипу за категорије родова гмизаваца према њиховој старости (Сл. 11, Таб. 2) уочава се пулсирање: од горњо кредних родова (Сл. 9) подручје дистрибуције се проширује и попуњава код еоценских родова (Сл. 8), затим сужава у олигоценских (Сл. 7), мало проширује и помјера ка већем броју хромозома код миоценских (Сл. 6) и даље знатније проширује и помјера код плиоценских родова (Сл. 5), да би се поново у плеистоценских родова подручје сузило и помјерило ка мањем броју хромозома у кариотипу (Сл. 4). Подручје дистрибуције се проширује и код родова непознате старости, уз претпоставку да припадају Реценту (Сл. 2).

Уместо категорија старости, ако би се користила временска скала (Pavlović, 1993) у милионима година добиле би се збијеније тачке код млађих категорија: Рецент од -0,01, Плеистоцен од -1,8, Плиоцен од -5, Миоцен од -24, Олигоцен од -37, Еоцен од -54, (Палеоцен је прескочен од -65), а онда још даље у прошлост иде интервал од почетка Горње Креде (око -98). Произилази да није прошло довољно времена између Рецента и Плеистоцена да би дошло до помјерања модалног броја хромозома. Ако би се брзина помјерања модалног броја рачунала на основу разлике Горња Креда и Плеистоцен вријеме $98-2=96$, промјена броја $36-32=4$, брзина промјене $4/96=1/16=0,041580042$, то јест модални број се повећавао за 1 сваких 16 милиона година. Међутим, када се израчунају апсолутне вриједности (промјене модалног броја хромозома подијељене са разликама времена почетка сусједних категорија) у низу категорија старости родова од Горње креде до Плеистоцена (до Рецента? - родови непознате старости): $(38-32)/(98-54)=0,136363636$; $(50-38)/(54-37)=0,705882353$; $(50-36)/(37-24)=1,076923077$; $(46-36)/(24-5)=0,526315789$; $(46-36)/(5-1,8)=3,125$; $(36-36)/(1,8-0,01)=0$, добије се сума промјене од Горње Креде до Плеистоцена (односно Рецента) 5,570 хромозома, подијељено са 5 израчунавања износи 1,114 хромозома у кариотипу на милион година (са 6 је 0,928). Највећа брзина промјене модалног броја хромозома у кариотипу дешавала се од Плиоцене до Плеистоцена: 3,125 хромозома. У поређењу сусједних старосних група сисара (Еоцен, Олигоцен, Миоцен, Плиоцен, Плеистоцен) израчунате су брзине промјене модалног $2n$: 0,875; 0,533; -0,111; -

1,333 хромозома за милион година (Pavlović, 1993), просјек 0,713. На исти начин израчуната брзина промјене броја хромозома само је у поређењу Еоцена – Олигоцена већа код сисара (0,875) него код гмизаваца (0,706), а у остала три поређења брзине су веће за гмизавце него за сисаре (такође и просјек $1,114 > 0,713$).

Подразумјевајући да констатовани бројеви хромозома у кариотипу у гаметогенези бивају преполовљени, без обзира да ли се ради о полиплоидним (триплоидним или тетраплоидним) врстама, онда би се брзина промјене броја хромозома могла свести на такву хаплоидну гарнитуру дијељењем са два, па би за серију родова познате старости те брзине износиле 0,068, 0,352, 0,538, 0,263, 1,562 и просјек 0,557 хромозома хаплоидне гарнитуре на милион година. Ово су веће брзине у односу на оне израчунате у оквиру родова: гмизаваца од 0,0006 до 0,027, просјек 0,009; сисара од 0,000 до 0,609, просјек 0,129 (Bush et al., 1977). Бројеви хромозома у кариотипу, који су присутни у свим категоријама старости 32, 34 и 36, те 50, 52 и 54 одговарали би оптималном нивоу издијељености хромозомског материјала на хромозоме. Специјацијом се јављају врсте које реаранжманима хромозома доводе до других нивоа издијељености кариотипа који су мање повољни са становишта функционалности при ћелијским диобама или/и са становишта комбиновања хромозома и у њима везаних гена. Модални бројеви хромозома нису само резултат одржавања таквог стања издијељености кариотипа током трајања врсте, него и повратака на такав број хромозома од врста које нису имале оптимализовану издијељеност хромозомске гарнитуре. Стања издијељености кариотипа која карактеришу родове поједињих старосних група очекивати је да се одржавају до садашњости, као што се одржавају карактеристике рода које су биле основа за одређивање времена њихове појаве. Родови који су се појавили касније помјерили су своје морфолошко-анатомске одлике, између осталог, и због нових варијанти броја хромозома у кариотипу. Појава нових родова празни подручје дистрибуције претходне старосне групе и издваја подручје дистрибуције броја хромозома настале млађе старосне групе. Млађа старосна група, уколико улази у адаптивну радијацију попуњава подручје дистрибуције броја хромозома новим варијантама. На граници Мезозоика и Кенозоика испражњене су многе адаптивне зоне гмизаваца, тако да у Палеоцену нема појаве нових родова (Romer, 1955), али у Еоцену је изражена нова адаптивна радијација гмизаваца који су преживјели изумирање. Подручје дистрибуције броја хромозома у кариотипу родова који су се појавили у Еоцену је најпопуњеније. Еоценски замах специјација гмизаваца је попуњавао просторе испражњене претходним великим изумирањем, Међутим, касније током Терцијера и Квартара, те просторе попуњавају на копну сисари и птице, а у воденој средини првенствено кошљорибе, тако да је мање нових родова гмизаваца, а лепезе дистрибуције броја хромозома у кариотипу су испрекидане, непопуњене. Број врста код којих је утврђен број хромозома у кариотипу је мален у односу на укупан број врста, тако да и у овој постгеномској фази (Deakin, Ezaz, 2014) остаје широк простор за афирмацију науке у проучавању кариотипова великог броја непроучених врста гмизаваца. Они који прилазе том послу треба да, упоређујући разноврност гмизаваца доступног подручја са базом података врста чији су кариотипови познати, издвоје непроучене врсте за које могу да дају науци прве описе њиховог кариотипа. Употребљавањем тих података, како је то говорио професор Живко Славнић „сакупљањем мрвица у науци“, даће се основ да се кроз нови замах теорије и анализе система (The Tree of Sex Consortium, 2014) дају

одговори о различитим испољавањима одлика кариотипа у току постојања варијанти живота.

Хромозомске гарнитуре и хромозоми су субсистеми живих система (Pavlović, 1993) али у њиховом комбиновању и трајању јединке, популације, демоси, врсте – таксони, функционишу као субсистеми одржавања континуитета хромозома и хромозомских комплемената. Они садрже материјализовану идеју сталног понављања живота кроз генерације ћелија и јединки, али и идеју верзија, биоверзитета и еконверзитета.

ЗАКЉУЧАК

1. Анализирана је дистрибуција 2569 литературних података о броју хромозома у кариотипу врста гмизаваца, од тога за 787 је позната и за 1782 није позната старост рода. Посебно је пребројано 111, од укупно 504 таксономске јединице које су у анализи сматране родом.
2. У односу на укупну дистрибуцију броја хромозома у кариотиповима врста гмизаваца, подскуп са родовима непознате старости има потпуније попуњено подручје варијанти броја хромозома, него подскуп родова познате старости.
3. Међу родовима познате староси подскуп еоценских родова је са најпопуњенијом лепозом подручја дистрибуције, док су бројеви налаза за остале старосне категорије родова недовољни да попуне све варијанте у распону констатованих бројева хромозома у кариотипу. Појављују се раздвојене двије (Горња Креда, Олигоцен, Плеистоцен) или три (Плиоцен) групе покривеног подручја 2n.
4. Кариотипови са 32, 34, 36, 50, 52 и 54 хромозома појављују се кроз 5 од 6 категорија старости родова (Горња Креда, Еоцен, Олигоцен, Миоцен, Плиоцен, Плеистоцен) – постоји континуирано одржавање кариотипова са овим нивоима издијењености хромозомске гарнитуре.
5. Промјене граница дистрибуције, и модалног броја хромозома у кариотипу, имају промјенљив смјер. Модални број хромозома помјера се са 28 и 32 од горње-кредних родова на 38 у еоценских и даље на 50 у олигоценских родова, затим се враћа на 36 у миоценских, поново расте на 46 код плиоценских и враћа се на 36 код плеистоценских као и у родова непознате (рецентне?) старости. Просјечна стопа промјене броја хромозома у кариотипу од Горње Креде до Плеистоцена (односно до Рецента? – родови непознате старости), износи 1,114 (односно 0,928) хромозома за милион година, или у гаметама 0,557 (односно 0,464).

ЛИТЕРАТУРА

1. Bickham, J. W., R. J. Baker, (1979): Canalization model of chromosomal evolution. *Bulletin Carnegie Museum of National History*, 13: 70-84.
2. Bush, G. L. (1975): Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6:339-364.
3. Bush, G. L., S. M. Case, A. C. Wilson, J. L. Patton (1977): Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 74(9): 3942-3946. *Genetics*
4. Chiarelli, A. B., E Capanna (eds) (1973): *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. Academic Press, London - New York.

5. Dawley, R., M., J. P., Bogart (eds) (1989): Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates. *Bull N Y Museum Albany, New York* 466: 1-302.
6. Deakin, Janine E., T. Ezaz (2014): Tracing the evolution of amniote chromosomes. *Chromosoma*, 123: 201–216. DOI 10.1007/s00412-014-0456-y
7. Imai, H. T. (1983): Quantitative analysis of karyotype alteration and species differentiation in mammals. *Evolution*, 37(6): 1 154-1 161.
8. Imai, H. T., R. H. Crozier (1980): Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. *American Naturalist*, 116(4): 537-569.
9. Imai, H. T., T. Marujama, R. H. Crozier (1983): Rates of mammalian karyotype evolution by the karyograph method. *American Naturalist*, 121(4): 477-488.
10. Imai, H. T., T. Marujama, T. Gojobori, Y. Inoue, R. H. Crozier (1986): Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis., *American Naturalist*, 128(6): 900-920.
11. Matthey, R. (1973): The chromosome formulae of eutherian mammals. In **Cytotaxonomy and vertebrate evolution.** (A. B. Chiarelli, E. Cappana ed.), Academic Press, London - New York: 531-616.
12. Мршић, Марина, Б. П. Павловић, Невенка Павловић (2005): Животне форме и број хромозома у соматским ћелијама цвјетница Балканског полуострва. У **Програм рада и зборник сајсемака. Зборник радова. I Симпозијум биолога Републике Српске, Бања Лука, 10-12.11.2005.** Природно-математички факултет Универзитета у Бањој Луци, Одсјек за биологију, Бања Лука: 15.
13. Olmo, E., G. Signorino (2005): **Chromorep: Reptiles chromosome database.** <http://chromorep.univpm.it/> (17.6.2015)
14. Pavlović, B. (1977): *Sistematski značaj morfometrijskih odnosa u hromosomskim garniturama nekih riba i sisara (Magistraski rad).* Prirodno-matematički fakultet, Sarajevo.
15. Pavlović, B. (1986): Varijacija diploidnog broja hromosoma i dužina tijela sisara. *VII Kongres biologa Jugoslavije, Plenarni referati i izvodi saopštenja, Budva*: H-21, 345.
16. Pavlović, B. (1990a): Povezanost distribucije frekvencija diploidnog broja sa starošću i staništem (životnom formom) rodova Eutheria. *Bilten Društva ekologa Bosne i Hercegovine, Ser. B, Naučni skupovi i savjetovanja, Br.5:* 231-242.
17. Pavlović, B. (1990b): Frekvencija diploidnog broja i stanište (životna forma) rodova Eutheria. *Naučni skup "Populacija, vrsta i biocenoza", povodom 80 godina, rođenja profesora dr Živka Slavnića, Rezime referata, Sarajevo:* 105.
18. Pavlović, B. (1993): **Mere, oblici i faktori optimalne izdeljenosti hromozomske garniture sisara i riba. Doktorska disertacija.** Univerzitet u Beogradu, Prirodno-matematički fakulteti, Biološki fakultet, Beograd.
19. Pavlović, B., N. Pavlović (1986): Geološka starost rodova sisara i varijabilnost hromosomskog broja. *VII Kongres biologa Jugoslavije, Plenarni referati i izvodi saopštenja, Budva.* H-12, 340.
20. Pavlović, B. P., Nevenka Pavlović (1999): Distribucija diploidnih brojeva hromosoma nekih redova Eutheria zastupljenih u faunama kontinenata i okeana. Distribution of the known diploid chromosome numbers of some Eutherian genera presented in the faunas of continents and oceans. *Drugi Kongres genetičara Srbije. Program – izvodi – spisak učesnika, Soko Banja. Društvo genetičara Srbije:* 85-86.

21. Павловић, Б. П., Невенка Павловић, Марина Mrшић (2005): Еколошке одлике таксона и број хромозома у соматским ћелијама цвјетница Балканског полуострва. У *Програм рада и зборник сажетака. Зборник радова. I Симпозијум биолога Републике Српске, Бања Лука, 10-12.11.2005.* Природно-математички факултет Универзитета у Бањој Луци, Одсјек за биологију., Бања Лука: 16-17.
22. Павловић, Б. П., Невенка Павловић, Марина Mrшић (2008): Дистрибуције 2n и прилагођености цвјетница Балканског полуострва на свјетлост, температуру, влагу, киселост и азот. Pavlović, B. P, Nevenka Pavlović, Marina Mršić: Distributios of 2n and adaptations of flower plants of Balkan peninsula on light, temperature soil mosture, acidity, and nitrogen contetn. Скуп 2: Зборник радова I Симпозијум биолога Републике Српске, Бања Лука 10-12.11.2005. Природно-математички факултет Универзитета у Бањој Луци, Бања Лука: 279-293. ISSN 1840-4820. ISBN 978990955-21-13-4. COBIS.BH-ID 129432588.
23. Romer, A. S. (1955): *Vertebrate paleontology*. The University of Chicago Press, Chicago – Illinois.
24. The Tree of Sex Consortium (2014): Tree of Sex: A database of sexual systems. Sci. Data 1:140015 doi: 10.1038/sdata.2014.15. www.nature.com/scientificdata (14.6.2015)
25. The Tree of Sex Consortium. Dryad <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.v1908> (2014).
26. The Tree of Sex Consortium. TreeOfSex in NESCent TraitDB <http://purl.org/nescent/treeofsex> (2014).
27. Uetz, P. (2003): EMBL reptile database.

Примљено: 30. 03. 2016.
Одобрено: 18. 05. 2016.